DOI: 10.5846/stxb201605070878

管杰然,商天其,伊力塔,叶诺楠,余树全.天目山常绿落叶阔叶混交林优势种生物量变化及群落演替特征.生态学报,2017,37(20):6761-6772.
Guan J R, Shang T Q, Yi L T, Ye N N, Yu S Q.Biomass change and community succession characteristics of dominant species in evergreen and deciduous broad-leaved mixed forests in Tianmu Mountain.Acta Ecologica Sinica,2017,37(20):6761-6772.

天目山常绿落叶阔叶混交林优势种生物量变化及群落演替特征

管杰然[1],商天其[1],伊力塔[1,2,*],叶诺楠[1],余树全[1,2]

1 浙江农林大学 林业与生物技术学院,临安 311300

2 亚热带森林培育国家重点实验室培育基地,临安 311300

摘要:利用天目山自然保护区内设立的典型亚热带常绿落叶阔叶混交林 1 hm^2固定样地为基础,分别对 1996 年和 2012 年(时间跨度为 16 年)的实地调查监测数据进行综合处理分析,包括优势种的生态位宽度、生态位重叠、种间联结和生物量等方面对其群落演替特征进行深入探讨。结果表明:1996 年到 2012 年中,优势种生态位宽度指数下降的有青钱柳(*Cyclocarya paliurus*)和缺萼枫香(*Liquidambar acalycina*),而上升较明显的有小叶青冈(*Cyclobalanopsis myrsinifolia*)和东南石栎(*Lithocarpus harlandii*);并且 2012 年优势种相比于 1996 年生态位重叠程度更高;1996 年和 2012 年胸径(DBH)≥10 cm 的乔木树种的总生物量分别为 151.03 t 和 148.53 t,而 2012 年优势种胸径 5—10 cm 幼树的总生物量达到 10.03 t,增长潜力较大。结果总体上与天目山常绿落叶阔叶混交林演替趋势相吻合,并以此揭示天目山亚热带常绿落叶阔叶混交林群落演替规律提供数据支撑与借鉴。

关键词:常绿落叶阔叶混交林;优势种;生物量;群落演替;天目山

Biomass change and community succession characteristics of dominant species in evergreen and deciduous broad-leaved mixed forests in Tianmu Mountain

GUAN Jieran[1], SHANG Tianqi[1], YI Lita[1,2,*], YE Nuonan[1], YU Shuquan[1,2]

1 *School of Forestry and Biotechnology, Zhejiang Agriculture and Forestry University;Lin'an* 311300, *China*

2 *Nurturing Station for State Key Laboratory of Subtropical Silviculture, Lin'an* 311300, *China*

Abstract: Characterization of the spatial distribution of tree species within forest stands is a focus of global research in forest ecology. The tree arrangement provides forestry ecologists significant information on ecological processes such as competition, facilitation, mortality, and dispersal, which tend to follow specific types of spatial patterns in a forest stand. Assessment of inter- and intraspecific interactions of tree species in forest stands that reduce growth and induce mortality, or enhance establishment and growth, has important consequences for both forest dynamics and management. In addition, the biomass ratio distribution of various dominant tree species is a synthetic reflection of the community structure and function in interspecific relationships, niche differentiation, and population dynamics. The objective of this study was to reveal spatial associations of dominant tree species in a subtropical evergreen deciduous broad-leaved forest in southeast China, and to quantitatively identify their ecological relationships and explain possible causes for their successful coexistence in these forest ecosystems. To accomplish the objective, niche breadth, niche overlap, and interspecific associations were used to analyze the inter- and intra-specific interactions of trees based on field data collected from forest permanent plots (1 hm^2) in the National Nature Reserve of Mount Tianmu, Zhejiang Province. Furthermore, the biomass structure of the stand was

基金项目:浙江省重点科技创新团队项目(2011R50027)

收稿日期:2016-05-07; **修订日期:**2017-03-09

* 通讯作者 Corresponding author.E-mail: yilita@ 126.com

studied at the community level. Field surveys of the forest permanent plots were conducted in 1996 and 2012, respectively. Field measurements showed that the niche breadth index of the dominant species *Cyclocarya paliurus* and *Liquidambar acalycina* decreased; on the contrary, that of *Cyclobalanopsis myrsinifolia* and *Lithocarpus harlandii* increased. Moreover, the niche overlap degree of the dominant species in 2012 was higher than that in 1996, which showed that the sharing and utilization of resources was higher in 2012. Species with similar biological features, ecological adaptability to the habitat, or a higher degree of niche overlap tended to be positively related, whereas those with different biological features, adaptability to the habitat, or existing interspecies competition tended to be negatively related. The test showed that positive correlations of the majority of the dominant species-pairs in 1996 and 2012, accounting for 48.48 and 71.21%, respectively, were followed by negative correlations of dominant species pairs accounting for 31.82% in both 1996 and 2012. Only some species pairs displayed no correlations in 1996. The results showed that all the dominant species showed similarity and niche overlap adaptability to the community environment and the ecological characteristics of the subtropical evergreen deciduous broad-leaved forest were affected by niche breadth, proportional similarity, and overlap in vegetation succession. The biomass of the trees in which diameter at breast height (DBH) was ≥ 10 cm decreased from 151.03 Mg in 1996 to 148.53 Mg in 2012. The biomass of the dominant species in which DBH was 5—10 cm in 2012 was 10.03 Mg, which suggested considerable potential growth. Our results explained the successful coexistence of dominant tree species at the study site and highlighted detailed tree-tree interactions of the species in the subtropical evergreen deciduous broad-leaved forest.

Key Words: evergreen and deciduous broad-leaved mixed forest; dominant species; biomass; community succession; Tianmu mountain

森林生态系统样地也是近年来全球科研领域对森林生态系统进行结构与功能、内在规律和变化机制研究而采用的新的最科学、最有效的手段[1]，也是对森林生态系统的物质循环及能量平衡进行全面深入研究的不可替代的研究方法[2-4]。同时，在森林生态系系统中选取具有代表性的典型区域建立固定样地，对其进行长期的持续性监测和研究，可以为全球气候和环境变化问题提供价值极高的研究基础数据，并对解决这些全球首要热门问题提供理论依据、开拓新思路[5]。

设立森林生态系统样地是在研究森林生态系系统的结构与功能、内在规律与变化机制时，被当今学术界广泛采用和推广的科学、有效的方法[5]。天目山国家级自然保护区是我国东南沿海一带典型的亚热带常绿落叶阔叶混交林，而亚热带常绿落叶阔叶混交林也是森林生态系统的主要类型之一[5]。因此，在天目山国家级自然保护区内选取典型的亚热带常绿落叶阔叶混交林设立样地进行定位长期观测和研究，具有重要的价值和意义。

本文利用天目山自然保护区内设立的亚热带常绿落叶阔叶混交林样地分别于 1996 年和 2012 年时间跨度为 16 年的实地调查监测的数据进行综合处理和分析，通过天目山自然保护区亚热带常绿落叶阔叶混交林各自优势种的生态位宽度、生态位重叠和种间联结结合生物量进行综合分析，模拟样地内从 1996 年到 2012 年的群落组成和结构的变化，并对天目山自然保护区亚热带常绿落叶阔叶混交林林生态系统的森林演替情况提供借鉴和参考[5]。

1 研究区概况

天目山国家级自然保护区地处浙江省西北部临安市境内(119°24′11″—119°28′21″E，30°18′30″—30°24′55″N)，浙皖两省交界处，距杭州 84 km，面积 4300 hm^2，海拔 300—1556 m，主峰仙人顶海拔 1506 m[6]。天目气候属中亚热带向北亚热带过渡型，受海洋暖湿气流影响，季风强盛，四季分明[7]，气候温和，年平均气温 14.8—8.8℃，无霜期 235—209 d，年雨日 159.2—183.1 d，年降水量达 1390—1870 mm，春秋季较短，冬夏季偏长[8]，为典型的中亚热带森林生态系统。该区主要植被类型有：常绿落叶阔叶混交林为典型的地带性植被

(海拔 850 m 以下)、常绿落叶阔叶混交林(海拔 850—1100 m)、落叶阔叶混交林(海拔 1100—1380 m)及部分竹林和针叶林等。

2 研究方法

2.1 样地设置

早在 1996 年,选择天目山国家级自然保护区狮子尾典型常绿落叶阔叶混交林内,建立了一块常绿落叶阔叶混交林固定样地(30.320°N,119.230°E,海拔 1065 m),面积为 1 hm^2(100 m×100 m),并对样地内胸径(DBH)≥10 cm 的木本植物进行每木检尺及每株定位,记录其种类、胸径、树高、冠幅、枝下高及生长状况,并用以西南原点和东南点为基点的三角坐标定点法,记录了检尺植株的位置坐标信息[5]。在样地没有受到人为干扰的情况下,于 2012 年再次对样地进行了复查,同样以西南角为原点,以东西向为横轴(x)、南北向为纵轴(y),使用南方测绘 NTS-300R 全站仪复原 1 hm^2样地[5]。以标准每木检尺法对样地内胸径(DBH)≥1 cm 的木本植物进行每木检尺及每株定位,记录种类、胸径、树高、冠长等环境因子[9-10]及生长状况,并用以西南角为原点的直角坐标系定点法,记录了检尺植株的位置坐标信息[5]。

2.2 数据分析

2.2.1 优势种的确定

优势种是指对于群落中其他种有很大影响,而本身受其他种的影响最小的种[11],也指群落中具有最大密度、盖度和生物量的种[5]。重要值是森林群落研究中被常用来衡量某个树种优势程度大小的重要指标[12]。

①乔木层的重要值

层的重要值

$$IV(\%) = \frac{(\text{相对多度} + \text{相对显著度} + \text{相对高度})}{3} \times 100\% \tag{1}$$

②灌木、草本层重要值

$$IV(\%) = \frac{(\text{相对盖度} + \text{相对多度})}{2} \times 100\% \tag{2}$$

式中:相对多度指的是某物种株数占所有种总株数的相对值[5];相对显著度指的是某物种的胸高断面积占所有种的胸高断面积的相对值[5];相对高度指的是某物种的高度占所有种总高度的相对值;相对盖度指的是某物种的盖度占所有种总盖度的相对值[13]。

2.2.2 生态位宽度

生态位为正好被一个种(或亚种)所占据的环境限制性因子单元[14],这是生态位被第一次正式定义[5]。2002 年 Shea 和 Chesson 重新将生态位定义为物种对每个生态位空间点的反应和效应[15]。本文采用了近几年被广泛引用的 Levins[16]生态位宽度公式中的 Shannon-Wiener 信息指数计算方法。

①Levins 指数[5]:

$$B_i = \frac{1}{\sum_{j=1}^{r} (P_{ij})^2} \tag{3}$$

式中,B_i为种 i 的生态位宽度;$P_{ij}=n_{ij}/N_{i+}$,它代表种 i 在第 j 个资源状态下的个体数占该种所有个体数的比例[17]。因此,该式实际上是 Simpson 多样性指数[5]。

②Shannon-Wiener 信息指数[5]:

$$B_i = -\sum_{j=1}^{r} (P_{ij}\ln P_{ij}) \tag{4}$$

该指数是以 Shannon-Wiener 信息公式为基础的。以上两个指数中的 B_i值与生态位宽度的大小关系表现为正相关,即 B_i值越大,说明生态位越宽,当一个种的个体以相等的数目利用每一资源状态时,B_i值最大化,即

该种具有最宽的生态位;当种 i 的所有个体都集中在某一个资源状态下时,B_i 值最小,该种具有最窄的生态位[17]。

2.2.3 生态位重叠

生态位重叠是指 2 个物种在利用食物、空间等资源时出现的重叠现象[17]。本文采用的生态位重叠计算公式为 Levins(1968)重叠指数[18]:

$$O_{ik} = \frac{\sum_{j=1}^{r}(P_{ij}P_{kj})}{\sum_{j=1}^{r}(P_{ij})^2} \tag{5}$$

式中,O_{ik}代表种 i 的资源利用曲线与种 k 的资源利用曲线的重叠指数[5]。该指数实际上与种 i 的生态位宽度有关。所以 O_{ik}和 O_{ki}的值是不同的,含义也不同[5]。当种 i 和种 k 在所有资源状态中的分布完全相同时,O_{ik}最大,其值为 1,表明种 i 与种 k 生态位完全重叠。相反,当两个种不具有共同资源状态时,它们的生态位完全不重叠,$O_{ik}=0$[19]。

2.2.4 种间联结分析

种间联结是指不同物种在空间分布上的相互关联性,通常是由于群落生境的差异影响了物种分布而引起的,是对各个物种在不同生境中相互影响、相互作用所形成的有机联系的反映[20-21],它表示种间相互吸引或排斥的性质[22]。它是植物群落重要的数量和结构特征之一,对正确认识群落结构、功能和分类有重要的指导意义,并能为植被的经营管理、自然植被恢复和生物多样性保护提供理论依据[23]。

本文根据系数联结 AC 值和共同出现百分率 PC 值对研究区内 1996 年和 2012 年各自的优势种进行种间联结分析[5]。

(1)联结系数 AC 说明种对之间的联结程度[5]。计算公式如下[24]:

$$ad \geq bc, AC = \frac{ad - bc}{(a+b)(b+d)} \tag{6}$$

$$bc > ad \text{ 且 } d \geq a, AC = \frac{ad - bc}{(a+b)(a+c)} \tag{7}$$

$$bc > ad \text{ 且 } d < a, AC = \frac{ad - bc}{(b+d)(d+c)} \tag{8}$$

AC 的值域为[−1,1][5]。当 AC 值越趋近于 1 时,种对间的正联结性越强;当 AC 值越趋近于−1,物种间的负联结性越强;当 AC 值越趋近于 0 时,种对间的联结性越弱;当 AC 值为 0,种对间完全独立[25]。

(2)共同出现百分率 PC 测度物种间正联结程度,计算公式[26]:

$$PC = \frac{a}{a+b+c} \tag{9}$$

PC 值的大小在 0 和 1 之间变动,其值越接近 1,表明该种对的正联结越紧密;反之,其值越接近 0,则表明该种对的负联结越强[27]。

2.2.5 生物量变化

利用 1 hm^2 固定样地 1996 年和 2012 年监测数据,依照生物量模型(表 1),推算样地内植被生物量[5]。

表 1 中的适用树种为适用于该表生物量模型的样地中记录在内的树种。

模型公式中:胸径(D)使用钢围尺在被测树的树干 1.3 m 高处标准测量获得;树高(H)使用布鲁莱斯测高器以正确使用方法测量获得;冠长(L)使用皮尺对被测树树冠的平面投影长度进行测量获得。

3 结果与分析

3.1 重要值

1996 年样地中胸径(DBH)≥10 cm 的树 42 种,546 株;2012 年样地中胸径(DBH)≥10 cm 的树 51 种,

606 株。依据重要值计算公式,在得到的结果中筛选出 1996 年中 12 种重要值≥10%的物种和 2012 年中 12 种重要值≥10%的物种分别作为两年内各自的优势种(表 2)。

表 1　生物量模型[28]

Table 1　Biomass model

类别 Category	模型公式 Model formula	模型变量 Model variable	适用树种 Applicable tree species
1	$W_1 = W_2+W_3+W_4$ $W_2 = 0.0600\ H^{0.7934}\ D^{1.8005}$ $W_3 = 0.137708\ D^{1.487266}\ L^{0.405207}$ $W_4 = 0.0417\ H^{-0.0780}\ D^{2.2618}$	W_1为总生物量(kg), W_2为树干生物量(kg), W_3为树冠生物量(kg), W_4为树根生物量(kg);	马尾松(*Pius. massoniana*)、黄山松(*P. taiwanensis*)等
2	$W_1 = W_2+W_3+W_4$ $W_2 = 0.064\ 7\ H^{0.895\ 9}\ D^{1.488\ 0}$ $W_3 = 0.097\ 1\ D^{1.781\ 4}\ L^{0.034\ 6}$ $W_4 = 0.061\ 7\ H^{-0.103\ 74}\ D^{2.115\ 252}$	H 为树高(m), D 为胸径(cm), L 为冠长(m)	杉木(*Cunninghamia lanceolat*)、柳杉(*Cryptomeria fortunei*)等
3	$W_1 = W_2+W_3+W_4$ $W_2 = 0.056\ 0\ H^{0.809\ 9}\ D^{1.814\ 0}$ $W_3 = 0.098\ 0\ D^{1.648\ 1}\ L^{0.461\ 0}$ $W_4 = 0.054\ 9\ H^{0.106\ 8}D^{2.095\ 3}$		青钱柳(*Cyclocarya paliurus*)、交让木(*Daphniphyllum macropodum*)、微毛柃(*Eurya hebeclados*)、缺萼枫香(*Liquidambar acalycina*)、天目木姜子(*Litsea auriculata*)、红果钓樟(*Lindera erythrocarpa*)等
4	$W_1 = W_2+W_3+W_4$ $W_2 = 0.080\ 3\ H^{0.781\ 5}\ D^{1.805\ 6}$ $W_3 = 0.286\ 0\ D^{1.096\ 8}\ L^{0.945\ 0}$ $W_4 = 0.247\ 0\ H^{0.174\ 5}D^{1.795\ 4}$		小叶青冈(*Cyclobalanopsis myrsinifolia*)、东南石栎(*Lithocarpus harlandi*)、褐叶青冈(*Cyclobalanopsis stewardiana*)、梓树(*Catalpa ovata*)、蓝果树(*Nyssa sinensis*)等
5	$W_1 = W_2+W_3+W_4$ $W_2 = 0.044\ 4\ H^{0.719\ 7}\ D^{1.709\ 5}$ $W_3 = 0.085\ 6\ D^{1.226\ 57}\ L^{0.397\ 0}$ $W_4 = 0.045\ 9\ H^{0.106\ 7}\ D^{2.024\ 7}$		枫香(*Liquidamba formosana*)、檫木(*Sassafras tzumu*)等
6	$W_1 = W_2+W_3+W_4$ $W_2 = 0.039\ 8\ H^{0.577\ 8}\ D^{1.854\ 0}$ $W_3 = 2.80\times10^{-1}\ D^{0.835\ 7}\ L^{0.274\ 0}$ $W_4 = 3.71\times10^{-1}\ H^{0.135\ 7}\ D^{0.981\ 7}$		毛竹(*Phyllostachys heterocycla* cv. *pubescens*)

表 2　1996 年和 2012 年优势种的重要值

Table 2　Importance values of the dominant species in 1996 and 2012

序号 Serial number	1996 年 优势树种 Dominant species	1996 年 重要值/% Importance value	2012 年 优势树种 Dominant species	2012 年 重要值/% Importance value
1	青钱柳 *Cyclocarya paliurus*	53.66	小叶青冈 *Cyclobalanopsis myrsinifolia*	40.86
2	杉木 *Cunninghamia lanceolata*	41.61	杉木 *Cunninghamia lanceolata*	39.36
3	小叶青冈 *Cyclobalanopsis myrsinifolia*	21.46	青钱柳 *Cyclocarya paliurus*	35.39
4	缺萼枫香 *Liquidambar acalycina*	21.02	交让木 *Daphniphyllum macropodum*	32.34
5	交让木 *Daphniphyllum macropodum*	14.50	东南石栎 *Lithocarpus harlandii*	28.33
6	微毛柃 *Eurya hebeclados*	14.19	缺萼枫香 *Liquidambar acalycina*	21.25
7	天目木姜子 *Litsea auriculata*	12.31	四照花 *Cornus kousa subsp. chinensis*	18.66
8	四照花 *Cornus kousa subsp. chinensis*	12.02	柳杉 *Cryptomeria fortunei*	18.17
9	柳杉 *Cryptomeria fortunei*	11.77	天目木姜子 *Litsea auriculata*	17.28
10	东南石栎 *Lithocarpus harlandii*	11.16	微毛柃 *Eurya hebeclados*	14.10
11	梓树 *Catalpa ovata*	10.86	蓝果树 *Nyssa sinensis*	11.49
12	红果钓樟 *Lindera erythrocarpa*	10.05	褐叶青冈 *Cyclobalanopsis stewardiana*	10.61

由表 2 可知,1996 年样地中重要值≥10%的 12 个优势种按重要值大小排列分别为:青钱柳、杉木、小叶青冈、缺萼枫香、交让木、微毛柃、天目木姜子、四照花、柳杉、东南石栎、梓树、红果钓樟;而在 2012 年重要值≥10%的 12 个优势种按重要值大小排列分别为:小叶青冈、杉木、青钱柳、交让木、东南石栎、缺萼枫香、四照花、柳杉、天目木姜子、微毛柃、蓝果树、褐叶青冈[5]。

3.2 生态位宽度

由表 3 可知,在 1996 年调查中发现:青钱柳的生态位宽度指数最大,B_i值为 1.3165,其他优势种的生态位宽度指数按由大到小的顺序为杉木>交让木>小叶青冈>缺萼枫香>微毛柃>四照花>天目木姜子>红果钓樟>柳杉>梓树>东南石栎[5];而在 2012 年变化为:小叶青冈的生态位宽度指数最大,B_i值为 1.3177,其他优势种的生态位宽度指数按由大到小的顺序为杉木>青钱柳>交让木>东南石栎>四照花>天目木姜子>微毛柃>柳杉>缺萼枫香>蓝果树>褐叶青冈[5]。

在 1996 年样地胸径(DBH)≥10 cm 的优势种中,青钱柳生态位宽度指数 B_i值最大,说明了青钱柳在 1996 年时具有最大生长优势和群落地位,而到了 2012 年其生态位宽度指数 B_i 值有所下降(B_i = 1.2274,差值为 -0.0890),且青钱柳是在 16 年间生态位宽度指数 B_i值是下降幅度最大的优势种。从 1996 年到 2012 年生态位宽度指数 B_i 值变小的优势种还有缺萼枫香(1996 年 B_i 值为 0.9146,2012 年 B_i 值为 0.8794,差值为 -0.0353),其优势地位从 1996 年的第 6 位变为 2012 年的第 10 位;其余 10 个优势种的生态位宽度指数 B_i值从 1996 年到 2012 年皆增大:在 1996 年中,B_i值为 0.9170(第 5 位)的小叶青冈到了 2012 年成为了生态位宽度指数 B_i值最大的优势种,B_i值达到 1.3177,差值为 0.4007,成为了样地内最具优势地位的物种[5]。而从 1996 年到 2012 年间生态位宽度指数 B_i值增大幅度最大的(差值最大)优势种是东南石栎,其 B_i值从 1996 年排在第 12 的 0.6762 到 2012 年上升到了排在第 5 的 1.1655,差值为 0.4893,其优势地位显著增加。同样可以发现:样地中,生态位宽度指数 B_i值从 1996 年到 2012 年变化很小,(差值很小)的优势种有 3 个,分别为柳杉(差值为 0.0591,)、杉木(差值为 0.0425)和微毛柃(差值为 0.0593)[5]。

表 3 1996 年和 2012 年优势种的生态位宽度及其差值

Table 3 Niche overlap and the difference value of dominant species in 1996 and 2012

1996 年		2012 年		差值 Difference
优势种 Dominant species	B_i	优势种 Dominant species	B_i	
东南石栎 *Lithocarpus harlandii*	0.6762	东南石栎 *Lithocarpus harlandii*	1.1655	0.4893
交让木 *Daphniphyllum macropodum*	0.9788	交让木 *Daphniphyllum macropodum*	1.1788	0.2000
柳杉 *Cryptomeria fortunei*	0.8205	柳杉 *Cryptomeria fortunei*	0.8796	0.0591
青钱柳 *Cyclocarya paliurus*	1.3165	青钱柳 *Cyclocarya paliurus*	1.2274	-0.0890
缺萼枫香 *Liquidambar acalycina*	0.9146	缺萼枫香 *Liquidambar acalycina*	0.8794	-0.0353
杉木 *Cunninghamia lanceolata*	1.2646	杉木 *Cunninghamia lanceolata*	1.3071	0.0425
四照花 *Cornus kousa* subsp. *chinensis*	0.8513	四照花 *Cornus kousa* subsp. *chinensis*	1.0646	0.2133
天目木姜子 *Litsea auriculata*	0.8289	天目木姜子 *Litsea auriculata*	1.0004	0.1715
微毛柃 *Eurya hebeclados*	0.8691	微毛柃 *Eurya hebeclados*	0.9284	0.0593
小叶青冈 *Cyclobalanopsis myrsinifolia*	0.9170	小叶青冈 *Cyclobalanopsis myrsinifolia*	1.3177	0.4007
红果钓樟 *Lindera erythrocarpa*	0.8205	褐叶青冈 *Cyclobalanopsis stewardiana*	0.7696	—
梓树 *Catalpa ovata*	0.7846	蓝果树 *Nyssa sinensis*	0.7760	—

3.3 生态位重叠

由表 4 可知,相比于 1996 年,2012 年样地中优势种的生态位重叠值<0.1 的大大减少(30 对变为 4 对,22.73%变为 3.03%),而生态位重叠值>0.5 的数量显著增加(25 对变为 53 对,18.94%变为 31.82%),且 1996 年中存在 4 对不重叠的生态位(东南石栎和四照花、四照花和东南石栎、东南石栎对红果钓樟、红果钓樟对东南石栎),而 2012 年不存在不重叠的生态位[5]。这表明,2012 年的优势种相比于 1996 年,生态位重叠程度更

高,对资源的共享和利用程度更高[5]。

表 4 1996 年及 2012 年优势种生态位重叠分布格局

Table 4 Distribution pattern of niche of dominant species in 1996 and 2012

取值范围 Range	1996 年		2012 年	
	对数 Logarithm	%	对数 Logarithm	%
<0.1	30	22.73	4	3.03
0.1—0.3	48	36.36	47	35.61
0.3—0.5	25	18.94	39	29.55
>0.5	25	18.94	42	31.82
无重叠 No overlap	4	3.03	—	—
总计 Total	132	100.00	132	100.00

3.4 优势种种间联结

(1)联结系数 *AC* 值分析

对 1996 年优势种的种间联结分析进行联结系数 *AC* 值计算结果(图 1)所示,对 2012 年优势种的种间联结分析进行联结系数 *AC* 值计算结果(图 2)所示。

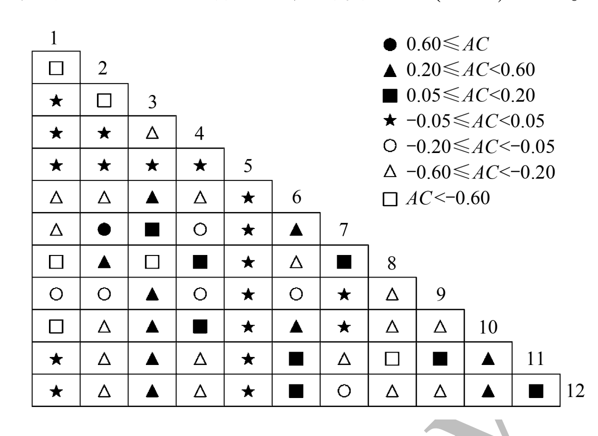


图 1 1996 年优势种 *AC* 值

Fig.1 *AC* value of dominant species in 1996

1:东南石栎,*Lithocarpus harlandii*;2:红果钓樟,*Lindera erythrocarpa*;3:交让木,*Daphniphyllum macropodum*;4:柳杉,*Cryptomeria fortunei*;5:青钱柳,*Cyclocarya paliurus*;6:缺萼枫香,*Liquidambar acalycina*;7:杉木,*Cunninghamia lanceolata*;8:四照花,*Cornus kousa subsp. chinensis*;9:天目木姜子,*Litsea auriculata*;10:微毛柃,*Eurya hebeclados*;11:小叶青冈,*Cyclobalanopsis myrsinifolia*;12:梓树,*Catalpa ovata*

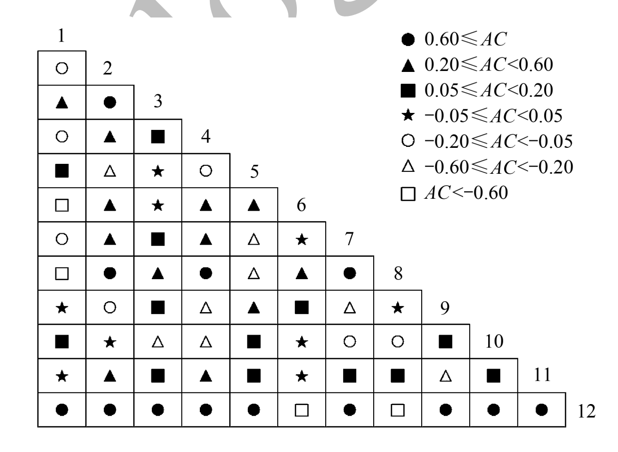


图 2 2012 年优势种 *AC* 值

Fig.2 *AC* value of dominant species in 2012

1:东南石栎,*Lithocarpus harlandii*;2:褐叶青冈,*Cyclobalanopsis stewardiana*;3:交让木,*Daphniphyllum macropodum*;4:蓝果树,*Nyssa sinensis*;5:柳杉,*Cryptomeria fortunei*;6:青钱柳,*Cyclocarya paliurus*;7:缺萼枫香,*Liquidambar acalycina*;8:杉木,*Cunninghamia lanceolata*;9:四照花,*Cornus kousa subsp. chinensis*;10:天目木姜子,*Litsea auriculata*;11:微毛柃,*Eurya hebeclados*;12:小叶青冈,*Cyclobalanopsis myrsinifolia*

由图 1、图 2 和表 5 可知:1996 年 12 种重要值≥10%的优势种共 66 对种间联结联结系数 *AC* 值结果中,表现为正联结的有 19 对,占总对数的 28.79%,其中极显著正关联的有 1 对,占 1.52%、显著正关联的有 10 对,占 15.15%、不显著正相关的有 8 对,占 12.12%[5]。表现为无关联的有 18 对,占 27.27%。表现为负联结的有 29 对,占总对数的 43.94%,其中不显著负关联的有 6 对,占 9.09%、显著负关联的有 17 对,占 25.76%、极显著负关联的有 6 对,占 9.09%;2012 年 12 种重要值≥10%的优势种共 66 对种间联结联结系数 *AC* 值结果中,表现为正联结的有 38 对,占总对数的 57.58%,其中极显著正关联的有 13 对,占 19.70%、显著正关联的有 12 对,占 18.18%、不显著正相关的有 13 对,占 19.70%。表现为无关联的有 9 对,占 13.64%[5]。表现为负联结的有 19 对,占总对数的 28.79%,其中不显著负关联的有 7 对,占 10.61%、显著负关联的有 8 对,占 12.12%、极显著负关联的有 4 对,占 6.06%[5]。1996 年和 2012 年的正负关联比分别为 0.66 和 2.0[5]。

表 5 1996 年及 2012 年优势种 *AC* 值对比

Table 5 The contrast of *AC* value between dominant species in 1996 and 2012

联结性 Connection	*AC*	1996 年		2012 年	
		种对数 Species logarithm	%	种对数 Species logarithm	%
正联结 Positive connection	$AC \geq 0.60$	1	1.52	13	19.7
	$0.20 \leq AC < 0.60$	10	15.15	12	18.18
	$0.05 \leq AC < 0.20$	8	12.12	13	19.7
负联结 Negative connection	$AC < -0.60$	6	9.09	4	6.06
	$-0.60 \leq AC < -0.20$	17	25.76	8	12.12
	$-0.20 \leq AC < -0.05$	6	9.09	7	10.61
无关联 No association	$-0.05 \leq AC < 0.05$	18	27.27	9	13.64

AC 值:联结系数,association coefficient

(2)共同出现百分率 *PC* 值分析

对 1996 年优势种的种间联结分析进行共同出现百分率 *PC* 值计算结果(图 3)所示,对 2012 年优势种的种间联结分析进行共同出现百分率 *PC* 值计算结果(图 4)所示。

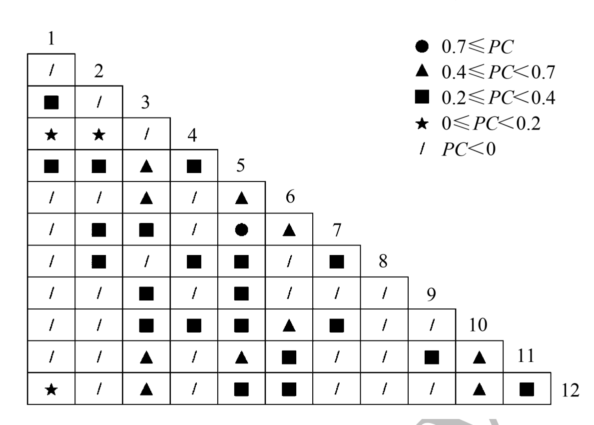


图 3 1996 年优势种 *PC* 值

Fig.3 *PC* value of dominant species in 1996

1:东南石栎,*Lithocarpus harlandii*;2:红果钓樟,*Lindera erythrocarpa*;3:交让木,*Daphniphyllum macropodum*;4:柳杉,*Cryptomeria fortunei*;5.青钱柳,*Cyclocarya paliurus*;6:缺萼枫香,*Liquidambar acalycina*;7:杉木,*Cunninghamia lanceolata*;8:四照花,*Cornus kousa subsp. chinensis*;9:天目木姜子,*Litsea auriculata*;10:微毛柃,*Eurya hebeclados*;11:小叶青冈,*Cyclobalanopsis myrsinifolia*;12:梓树,*Catalpa ovata*

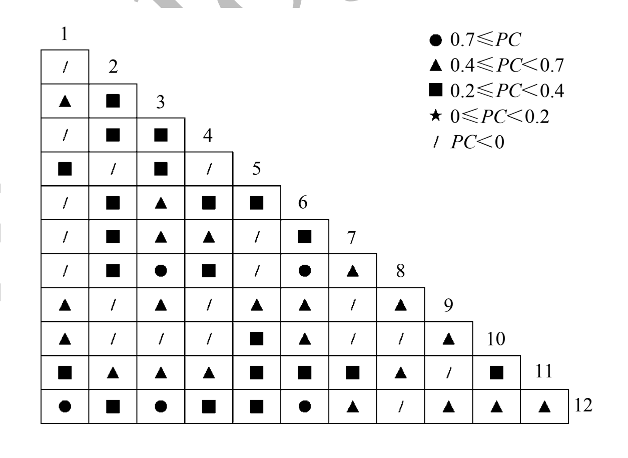


图 4 2012 年优势种 *PC* 值

Fig.4 *PC* value of dominant species in 2012

1:东南石栎,*Lithocarpus harlandii*;2:褐叶青冈,*Cyclobalanopsis stewardiana*;3:交让木,*Daphniphyllum macropodum*;4:蓝果树,*Nyssa sinensis*;5:柳杉,*Cryptomeria fortunei*;6:青钱柳,*Cyclocarya paliurus*;7:缺萼枫香,*Liquidambar acalycina*;8:杉木,*Cunninghamia lanceolata*;9:四照花,*Cornus kousa subsp. chinensis*;10:天目木姜子,*Litsea auriculata*;11:微毛柃,*Eurya hebeclados*;12:小叶青冈,*Cyclobalanopsis myrsinifolia*

由图 3、图 4 和表 6 可知,1996 年 12 种重要值≥10%的优势种共 66 对种间联结共同出现百分率 *PC* 值结果中,表现为正联结的有 32 对,占总对数的 48.48%,其中极显著正关联的有 1 对,占 1.52%、显著正关联的有 10 对,占 15.15%、不显著正相关的有 21 对,占 31.82%[5]。表现为无关联的有 3 对,占 4.55%;2012 年 12 种重要值≥10%的优势种共 66 对种间联结共同出现百分率 *PC* 值结果中,表现为正联结的有 47 对,占总对数的 71.21%,其中极显著正关联的有 5 对,占 7.58%、显著正关联的有 21 对,占 31.82%、不显著正相关的有 21 对,占 31.82%。表现为无关联的有 0 对[5]。

3.5 生物量变化

根据 1996 年和 2012 年天目山常绿落叶阔叶混交林样地中,胸径(DBH)≥10 cm 的乔木树种的生物量统计中发现其生物量分别为 151.03 t 和 148.53 t,单位生物量分别达到了 151.03 t/hm^2 和 148.53 t/hm^2。即,2012 年乔木生物总量反而比 1996 年减少了 2.50 t[5]。鉴于此,随着 16 年的时间跨度,样地中胸径

(DBH)≥10 cm的乔木生物总量减少的问题,进行了进一步的分析[5]。

表 6　1996 年及 2012 年优势种 *PC* 值对比

Table 6　The contrast of *PC* value between dominant species in 1996 and 2012

联结性 Connection	*PC*	1996 年		2012 年	
		种对数 Species logarithm	%	种对数 Species logarithm	%
正联结 Positive connection	*PC*≥0.7	1	1.52	5	7.58
	0.4≤*PC*<0.7	10	15.15	21	31.82
	0.2≤*PC*<0.4	21	31.82	21	31.82
负联结 Negative connection	—	—	—	—	—
无关联 No association	0≤*PC*<0.2	3	4.55	0	0

PC 值:共同出现百分率 percentage co-occurrence

由表 7 可知,1996 年和 2012 年样地中胸径(DBH)≥10 cm 的优势种的生物量分别为 79.14 t 和 128.61 t,增大了 49.47 t[5]。其中,作为 1996 年优势种而在 2012 年中丢失优势地位的红果钓樟和梓树的生物量分别为 0.59 t和 5.05 t,总量为 5.64 t;在 1996 年林分中未出现的褐叶青冈和蓝果树到了 2012 年成为了主要的优势树种,重要值分别达到 10.61%和 11.49%,其胸径(DBH)≥10 cm 的植株生物量分别达到 4.25 t 和 8.37 t,总量为 12.62 t[5]。另外,作为两个年份中都是主要优势树种的东南石栎、交让木、小叶青冈和柳杉,从 1996 年到 2012 年间,重要值分别增大了 17.81%、17.72%、22.25%、0.23%,生物量分别增加了 3.99、8.42、16.64、11.74 t,较各自在 1996 年生物量的涨幅分别为 129.90%、174.46%、146.09%和 164.81%,生物量的增长量和增长速率远远大于其他树种(包括 1996 年的主要优势树种)[5]。

表 7　样地优势种生物量统计

Table 7　Biomass of dominant species in 1996 and 2012

优势种 Dominant species		生物量 Biomass/t			
1996 年	2012 年	1996 年	2012 年	差值 Difference	涨幅/% amount of increase
东南石栎	东南石栎	3.07	7.06	3.99	129.90
交让木	交让木	4.83	13.25	8.42	174.46
柳杉	柳杉	7.12	18.86	11.74	164.81
青钱柳	青钱柳	14.84	11.49	-3.35	-22.60
缺萼枫香	缺萼枫香	10.34	13.06	2.72	26.27
杉木	杉木	12.04	13.56	1.52	12.61
四照花	四照花	1.12	1.82	0.71	63.51
天目木姜子	天目木姜子	7.33	8.09	0.75	10.29
微毛柃	微毛柃	1.42	0.78	-0.64	-44.96
小叶青冈	小叶青冈	11.39	28.03	16.64	146.09
红果钓樟	褐叶青冈	0.59	4.25	—	—
梓树	蓝果树	5.05	8.37	—	—
总计 Total	79.14	128.61	49.47	—	

由图 5 可知,2012 年样地中胸径在 1—5 cm 和 5—10 cm 的乔木数量非常大,为 3785 株,占乔木总量的 86.20%。据测算,2012 年中胸径在 1—10 cm 的乔木总生物量为 25.15 t,其中 2012 年 12 个优势种 1—10 cm 的的植株总生物量为 16.03 t,占 63.74%。由此可知,虽然 2012 年样地乔木现阶段生物量的值不大,但是生物量的增长潜力非常大[5]。

根据表 8,研究中发现:1996 年样地中的 10 棵胸径(DBH)>60 cm 的大树,在没有受到人为干扰的情况

下,到了2012年死亡(包括断顶死亡、倒地死亡、腐烂死亡)的8棵大树中,绝大部分是作为1996年主要优势种的柳杉、缺萼枫香、青钱柳,它们总生物量的和达到了10.33 t,占到了1996年中胸径(DBH)≥10 cm乔木树总生物量的6.84%[5]。可见,1996年中生物量较大的大树的死亡也是导致2012年样地内的生物总量减小的重要原因。

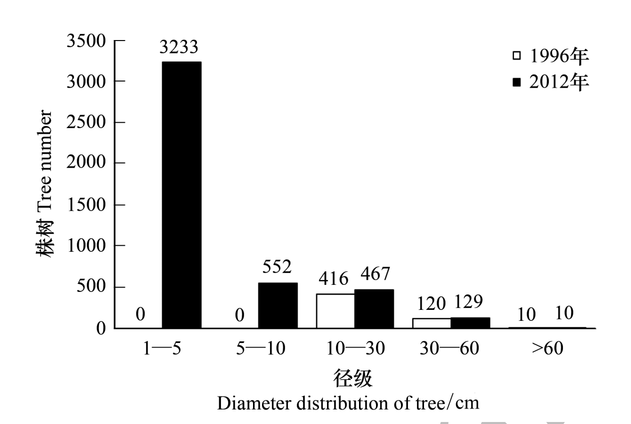


图5 样地乔木径级分布

Fig.5 Diameter distribution of the trees in 1996 and 2012

4 结论与讨论

4.1 讨论

基于对1996年和2012年样地监测数据的整理和计算结果,本文意在阐述和分析天目山常绿落叶阔叶混交林从1996年到2012年的优势种变化特征,并分析其群落的组成和结构的变化及发展趋势[5,29-30]。从本文的计算分析中可知:2012年的优势种相比于1996年,生态位重叠程度更高,对资源的共享和利用程度更高[5,19-31];且根据种间联结的*AC*值和*PC*值分析结果得到,2012年的优势种相比于1996年,负联结和无关联的比例减小,正关联比例增加,特别是极显著正关联和显著正关联的比例显著增加。从森林群落演替的角度出发,亚热带常绿落叶阔叶混交林的顶级群落为耐荫的常绿阔叶林[32]。1996年到2012年间的天目山常绿落叶阔叶混交林的优势种及其变化表明了其正处于森林群落演替的中期,在这个演替阶段中,其发生着以下显著的变化:

表8 1996年胸径>60cm优势种大树生物量统计

Table 8 Biomass of the dominant species trees(DBH>60cm) in 1996

优势树种 Dominant species	胸径/cm diameter at breast height	树高/m Tree height	枝下高/m Clear bole height/m	生物量/t Biomass
黄山松 *Pinus taiwanensis Hayata* *	69.40	30.00	17.50	2.49
柳杉 *Cryptomeria fortunei* *	68.70	30.00	17.00	1.25
柳杉 *Cryptomeria fortunei*	61.40	30.00	18.00	1.13
柳杉 *Cryptomeria fortunei* *	60.20	35.00	22.00	1.10
柳杉 *Cryptomeria fortunei* *	68.10	25.00	12.50	1.14
柳杉 *Cryptomeria fortunei* *	64.40	35.00	22.00	1.23
柳杉 *Cryptomeria fortunei*	62.80	35.00	21.00	1.18
柳杉 *Cryptomeria fortunei* *	63.70	32.00	19.50	1.15
缺萼枫香 *Liquidambar acalycina* *	68.30	30.00	17.50	1.08
青钱柳 *Cyclocarya paliurus* *	64.00	25.00	12.00	0.88
总计 Total	—	—	—	12.64

* 为死亡大树

(1)从本文的计算分析中可知:1996年样地中,青钱柳生态位宽度指数 B_i 值最大,同时青钱柳也是1996年样地中重要值最大的树种,这说明青钱柳在1996年时具有最明显的生长优势和最大的群落地位[5,33]。并且,1996年样地中,青钱柳的生物量也是最大的,这说明青钱柳在1996年时是群落中生长情况最好的树种[5];而到了2012年青钱柳生态位宽度指数 B_i 值明显有所下降,且在12个优势种中青钱柳的下降幅度最大,青钱柳的生物量也是1996年12个优势种当中唯一一个降低的树种[5],其株数也从1996年的79株下降到了2012年的62株。结合青钱柳和其他优势种的种间联结结果,充分说明了青钱柳在1996年到2012年间的林分水平呈现出衰退的趋势,这说明青钱柳在天目山常绿落叶阔叶混交林的演替过程中处于劣势甚至逐渐被淘汰[5]。

此外,样地中从 1996 年到 2012 年间,生态位宽度指数 B_i 值及生物量的涨幅非常小甚至减少,优势度下降的优势种还有柳杉、杉木、微毛柃、缺萼枫香红果钓樟和梓树(其中只有柳杉的生物量涨幅很大,原因是柳杉本身作为天目山的主要树种,生物量基数非常大),并且红果钓樟和梓树到了 2012 年失去了优势地位,说明这 6 个树种在天目山常绿落叶阔叶混交林的演替过程中不具有优势[5]。

(2)从本文的计算分析中还可以看到:在 1996 年中,重要值和生态位宽度指数 B_i 值为均排在第 5 位的小叶青冈到了 2012 年成为了重要值和生态位宽度指数 B_i 值均显著的优势种,成为了 2012 年样地内最具优势地位的树种[5]。并且,小叶青冈在的生物量从 1996 年到 2012 年也有较大的增加,但涨幅没有达到峰值的原因是小叶青冈的生物量有很大比重分布在了胸径 5—10 cm 的幼树中,且在 2012 年样地内胸径在 5—10 cm 的幼树生物量统计中小叶青冈的值很大,表明小叶青冈其生物量的增长潜力非常大[5]。结合小叶青冈在 1996 年和 2012 年的种间联结分析结果,表明了小叶青冈在 1996 年到 2012 年间的生长呈现出良好增长的趋势,这说明小叶青冈在天目山常绿落叶阔叶混交林的演替过程中处于明显优势的地位[5]。

同样值得一提的是 1996 年东南石栎的重要值和生态位宽度指数 B_i 值都排在第 12 位,但在 2012 年其重要值和生态位宽度指数 B_i 值都排在了第 5 位,东南石栎和小叶青冈的重要值和生态位宽度指数 B_i 值从 1996 年到 2012 年的增长幅度是样地优势种中最大的[5]。并且,东南石栎的生物量在 1996 年时是 12 个优势种中最小的,到了 2012 年时其生物量有了明显上涨,涨幅超过 100%[5]。这说明东南石栎在 1996 年到 2012 年间的生长呈现出良好增长的趋势,这说明东南石栎在天目山常绿落叶阔叶混交林的演替过程中处于明显优势的地位[5]。

同时,样地中从 1996 年到 2012 年间,生态位宽度指数 B_i 值及生物量的涨幅有明显上涨,优势度增大的优势种还有交让木、四照花和天目木姜子(其中交让木从 1996 年到 2012 年间生物量的涨幅是 12 个主要优势种中最大的,接近 200%)[5]。此外,蓝果树和褐叶青冈到了 2012 年成为了主要优势树种,说明这 5 个树种在天目山常绿落叶阔叶混交林的演替过程中具有优势。

4.2　结论

综上所述,通过本文研究可以得出,从 1996 年到 2012 年间,天目山常绿落叶阔叶混交林样地演替过程中[5]:小叶青冈和东南石栎具有明显的优势地位,褐叶青冈、蓝果树、交让木、四照花和天目木姜子也具有一定的优势[5];而梓树、红果钓樟、柳杉、杉木、微毛柃和缺萼枫香不具有优势,且青钱柳处于劣势甚至被逐渐淘汰的地位。这与天目山常绿落叶阔叶混交林演替趋势相吻合(从针阔混交林逐渐转型为阔叶林,阔叶树种将取代柳杉等针叶树种成为主要优势种)[5,34-38]。

参考文献(References):

[1] 罗佳, 张灿明, 牛艳东, 姚敏. 森林生态系统大样地定位研究综述. 湖南林业科技, 2013, 40(4): 79-81.
[2] 周晓峰. 森林生态功能与经营途径. 北京: 中国林业出版社, 1999: 1-4.
[3] 李伟民, 甘先华. 国内外森林生态系统定位研究网络的现状与发展. 广东林业科技, 2006, 22(3): 104-108.
[4] 刘峰, 刘红霞, 梁军, 张星耀. 中国森林生态系统定位研究现状与趋势. 安徽农学通报, 2007, 13(11): 89-91.
[5] 管杰然. 天目山常绿落叶阔叶林群落主要结构特征变化分析. 浙江农林大学, 2016.
[6] 浙江天目山国家级自然保护区. 浙江林业, 2007, (8): 34-34.
[7] 方国景, 汤孟平. 天目山常绿阔叶林优势种群胸径的空间连续性分析. 浙江农林大学学报, 2014, 31(5): 663-667.
[8] 尤志勉, 张森尧, 姚振生. 浙江天目山自然保护区药用蕨类植物资源调查. 亚热带植物科学, 2007, 36(3): 59-63.
[9] 张华柳, 伊力塔, 余树全, 余小龙, 陈亚峰, 张朋伟. 嵊州市公益林生物量及生态效益价值评价. 林业资源管理, 2011, (1): 78-85.
[10] 伊力塔, 严晓素, 余树全, 包春泉, 屠永海, 潘昌尧. 浙江省不同森林类型林分健康指标体系. 南京林业大学学报: 自然科学版, 2012, 36(1): 145-148.
[11] 张金屯. 数量生态学(第二版). 北京: 科学出版社, 2011: 19-20.
[12] 王育松, 上官铁梁. 关于重要值计算方法的若干问题. 山西大学学报: 自然科学版, 2010, 33(2): 312-316.
[13] 徐悦, 钱逸凡, 伊力塔, 余树全. 普陀山森林群落结构与生物多样性研究. 浙江林业科技, 2013, 33(5): 74-80.

[14] Grinnell J. The niche-relationships of the California thrasher. The Auk, 1917, 34(4): 427-433.

[15] Shea K, Chesson P. Community ecology theory as a framework for biological invasions. Trends in Ecology & Evolution, 2002, 17(4): 170-176.

[16] Levins R. Evolution in Changing Environments: Some Theoretical Explorations. Princeton: Princeton University Press, 1968: 95-99.

[17] 张金屯. 数量生态学(第二版). 北京: 科学出版社, 2011: 115-117.

[18] 郝兴明, 李卫红, 陈亚宁. 新疆塔里木河下游荒漠河岸(林)植被合理生态水位. 植物生态学报, 2008, 32(4): 838-847.

[19] 伊力塔, 韩海荣, 豪树奇, 康峰峰. 灵空山辽东栎群落特征及其物种多样性. 林业科学, 2010, 46(9): 164-171.

[20] Wang B S, Li M G, Peng S L. Acta Population. Guangzhou: Sunyatseni University Press, 1989.

[21] Greig-Smith P. Quantitative Plant Ecology. 3rd ed. Oxford: Blackwell Scientific Publications, 1983: 105-128.

[22] 史作民, 刘世荣, 程瑞梅, 蒋有绪. 宝天曼落叶阔叶林种间联结性研究. 林业科学, 2001, 37(2): 29-35.

[23] 张金屯. 数量生态学. 北京: 科学出版社, 2004.

[24] 王乃江, 张文辉, 陆元昌, 范少辉, 王勇. 陕西子午岭森林植物群落种间联结性. 生态学报, 2010, 30(1): 67-78.

[25] 刘金福, 洪伟, 樊后保, 林荣福. 天然格氏栲林乔木层种群种间关联性研究. 林业科学, 2001, 37(4): 117-123.

[26] 郭志华, 卓正大, 陈洁, 吴梅凤. 庐山常绿阔叶、落叶阔叶混交林乔木种群种间联结性研究. 植物生态学报, 1997, 21(5): 424-432.

[27] 张明霞, 王得祥, 康冰, 张岗岗, 刘璞, 杜焰玲, 于飞. 秦岭华山松天然次生林优势种群的种间联结性. 林业科学, 2015, 51(1): 12-21.

[28] 袁位高, 江波, 葛永金, 朱锦茹, 沈爱华. 浙江省重点公益林生物量模型研究. 浙江林业科技, 2009, 29(2): 1-5.

[29] 丁松, 欧阳杰, 吕丹, 欧阳勋志. 井冈山国家自然保护区栲树林优势种群生态位特征. 中南林业科技大学学报, 2014, 34(7): 99-103.

[30] 陈志伟, 伊贤贵, 王贤荣, 谢春平, 南程慧, 汪小飞. 黄山微毛樱群落主要种群生态位特征. 南京林业大学学报: 自然科学版, 2014, 38(S1): 39-46.

[31] 赵永华, 雷瑞德, 何兴元, 贾夏. 秦岭锐齿栎林种群生态位特征研究. 应用生态学报, 2004, 15(6): 913-918.

[32] 魏强, 凌雷, 张广忠, 柴春山, 王多锋, 陶继新, 薛睿. 兴隆山森林群落不同演替阶段优势乔木种群结构特征. 南京林业大学学报: 自然科学版, 2015, 39(5): 59-66.

[33] 吴友贵, 叶珍林, 周荣飞, 杨辉, 骆争荣. 百山祖常绿阔叶林优势种群的生态位. 广西植物, 2016, 36(2): 186-192.

[34] 丁圣彦, 宋永昌. 常绿阔叶林植被动态研究进展. 生态学报, 2004, 24(8): 1765-1775.

[35] 周小勇, 黄忠良, 欧阳学军, 李炯, 官丽莉, 徐国良, 张池. 鼎湖山季风常绿阔叶林原锥栗-厚壳桂-荷木群落演替. 生态学报, 2005, 25(1): 37-44.

[36] 彭少麟, 方炜, 任海, 黄忠良, 孔国辉, 余清发, 张德强. 鼎湖山厚壳桂群落演替过程的组成和结构动态. 植物生态学报, 1998, 22(3): 245-249.

[37] 张家城, 陈力. 亚热带多优势种森林群落演替现状评判研究. 林业科学, 2000, 36(2): 116-121.

[38] 袁金凤, 胡仁勇, 慎佳泓, 张磊, 张晓宇, 于明坚. 4 种不同演替阶段森林群落物种组成和多样性的比较研究. 植物研究, 2011, 31(1): 61-66.